第 37 卷第 4 期 生 态 学 报 Vol.37,No.4
2017 年 2 月 ACTA ECOLOGICA SINICA Feb.,2017

DOI: 10.5846/stxb201607171455

许辰森,熊德成,邓飞,史顺增,钟波元,冯建新,陈云玉,陈光水,杨玉盛.杉木幼苗和伴生植物细根对土壤增温的生理生态响应.生态学报,2017,37(4):1232-1243.

Xu C S, Xiong D C, Deng F, Shi S Z, Zhong B Y, Feng J X,Chen Y Y, Chen G S, Yang Y S.The ecophysiological responses of fine-roots of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) seedlings and the associated plants to soil warming.Acta Ecologica Sinica,2017,37(4):1232-1243.

杉木幼苗和伴生植物细根对土壤增温的生理生态响应

许辰森[1,2],熊德成[1,2],邓 飞[1,2],史顺增[1,2],钟波元[1,2],冯建新[1,2],陈云玉[1,2],陈光水[1,2,*],杨玉盛[1,2]

1 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007

2 湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福州 350007

摘要:为揭示全球变暖背景下杉木人工林幼苗与其伴生的其它植物间的对土壤养分的竞争关系和适应性,本研究采用埋设加热电缆进行土壤增温(+5℃)技术,在福建省三明市陈大国有采育场内建立杉木(*Cunninghamia lanceolata*)幼苗试验小区,包括对照(NW)与增温(WNW)处理(均不除草)。采用内生长环法与土钻法相结合,测定增温对杉木幼苗及伴生的其他植物(主要为山油麻 *Helicteres angustifolia*、东南野桐 *Mallotus lianus*)等细根生物量、呼吸、形态、及根组织氮浓度的短期影响。结果表明,(1)增温显著降低了杉木<1mm 细根生物量,而显著增加了其他植物<1mm 细根生物量。增温显著提高了其他植物<1mm 细根的氮浓度,显著降低了其比根长(SRL)和比表面积(SRA);同时降低了比根呼吸(参比温度 18℃,SRR_{18}),表明细根呼吸对增温产生了驯化现象。而增温对杉木细根的氮浓度没有显著影响,却显著提高了<1mm 细根比表面积;同时增温对杉木 SRR_{18} 没有显著影响,表明杉木细根呼吸没有产生驯化现象。(2)SRR_{18} 与比根长间的关系受到增温的显著影响,但树种以及增温×树种的交互作用没有显著影响,表明杉木和其他植物细根竞争能力与维持成本间的平衡关系均受到增温的共同影响。综上结果显示,相较于杉木,伴生的其他植物在增温环境中对地下资源的竞争具有更强的优势,能通过增加细根生物量迅速抢夺吸收因增温而加速矿化的土壤养分,同时通过生理和形态的调整,减少根系单位质量的维持成本,从而提高其对全球变暖的适应性;而杉木在增温条件下面临其他植物的强烈竞争,细根生物量降低,处于不利地位,为了满足生长所需,需增大比根长和比根表面积,且因细根呼吸没有产生驯化现象,从而增加了细根单位质量的维持成本,说明杉木对全球变暖的适应性低于其他植物。该研究结果对于全球变暖下杉木人工林的管理具有重要意义。

关键词:增温;竞争;适应性;比根呼吸速率;细根形态;根组织氮浓度;驯化

The ecophysiological responses of fine-roots of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) seedlings and the associated plants to soil warming

XU Chensen[1,2], XIONG Decheng[1,2], DENG Fei[1,2], SHI Shunzeng[1,2], ZHONG Boyuan[1,2], FENG Jianxin[1,2], CHEN Yunyu[1,2], CHEN Guangshui[1,2,*], YANG Yusheng[1,2]

1 *College of Geographical Science, Fujian Normal University, Fuzhou* 350007, *China*

2 *State Key Laboratory of Subtropical Mountain Ecology (Funded by Ministry of Science and Technology and Fujian Province), Fujian Normal University, Fuzhou* 350007, *China*

Abstract: Based on a soil warming experiment, this study aimed to study the effects of global warming on nutrient acquisition capabilities of subtropical Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) seedlings and the associated plants, such as *Helicteres angustifolia* and *Mallotus lianus*. Three soil warming (WNW) and three non-warming (NW) 2m×2m Chinese fir

基金项目:国家自然科学基金优秀青年基金项目(31422012);国家 973 前期专项课题资助项目(2014CB460602);国家自然科学基金资助项目(31500408);福建省杰出青年基金项目滚动资助项目(2014J07005)

收稿日期:2016-07-17; **修订日期**:2016-10-09

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: gshuichen@163.com

seedling plots, both with no weeding, were established in Chenda State-Own Forest Farm, Sanming, Fujian. Soil warming was accomplished by buried heating cable technology, with soil temperature elevated to +5℃ above ambient. Fine root biomass was measured by soil coring, and ingrowth cores were used to extract root samples to measure root respiration, morphology and N concentration. Specific root respiration rates were measured by the Clark-type Oxygen Electrode and root tissue N concentration were determined by the vario EL Ⅲ Element analyzer. Root samples were scanned by the Epson scanner at 300dpi, and root architecture and morphology were analyzed by WinRHIZO Pro 2009b software. The results showed that: (1) Soil warming significantly decreased root (<1mm) biomass of Chinese fir, but significantly increased root (<1mm) biomass of the associated plants. N concentration was significantly increased, and specific root length (SRL) and specific root area (SRA) decreased significantly in the <1mm roots of the associated plants. Furthermore, the specific root respiration (SRR_{18}, measured at reference temperature of 18) in the <1mm roots of the associated plants was decreased under warming, indicating acclimation of root respiration to warming. For Chinese fir seedlings, soil warming had no significant effect on SRR_{18} and root tissue N concentration, except that the SRA of the <1mm roots significantly increased. (2) Soil warming had significant influence on the relationship between SRR_{18} and SRL; however, tree species and interaction between warming and tree species had no significant effect, indicating that the balance between root absorbance capacity and maintenance cost was affected by soil warming both in roots of Chinese fir seedlings and their associated plants. In conclusion, the results showed that compared with Chinese fir seedlings, the associated plants had higher competitiveness in belowground nutrient acquisition and higher adaptability under soil warming, by increasing absorptive root biomass to rapidly forage soil nutrients. However, they were also able to employ an adaptive strategy of incurring root physiological and morphological adjustment to reduce per unit mass root maintenance costs. However, Chinese fir seedlings were inferior in root competitive capacity for nutrients and were less adaptable to global warming. Due to reduced root biomass, they had to increase SRL and SRA to meet their nutrient requirements for growth, with no acclimation of root respiration to soil warming. Thus, the maintenance cost per unit root mass increased simultaneously. These results would have meaningful implications for managing Chinese fir plantation under global warming.

Key Words: warming; competition; adaptability; specific root respiration; fine root morphology; root tissue N concentration; acclimation

近几十年来,随着大量 CO_2 和其他温室气体的排放,大气温度显著升高。IPCC 第五次评估报告中预测,到 21 世纪末全球平均温度增幅可能超过 0.3℃ 乃至 4.8℃[1]。目前,全球已相继展开大量增温模拟实验,研究森林生态系统组分和生态过程对全球变暖直接或间接的响应[2]。我国湿润亚热带森林生态系统在结构及生态过程等方面都有别于其它森林类型,且该生态系统已接近其高温阀值[3],故其对全球变暖的响应与其他地区相比可能存在较大区别。但目前相关的野外增温研究多数集中于中高纬度地区[4-6],而亚热带和热带森林地区鲜有报道。并且已有的研究报道中大部分为增温对生态系统地上部分的影响,如 Day[7] 等人通过对南极半岛的苔原使用被动增温的方式研究与维管植物相关的地上生物量、C 库和 N 库的变化;又如 Bronson[8] 等人通过温室和土壤电缆增温的方式,探究温度升高对加拿大黑云杉(*Picea mariana*)叶光合作用,叶片呼吸和树干呼吸的影响。然而,现阶段关于地下部分如何响应温度升高的相关研究还十分有限。

植物种间关系如何响应全球变暖是全球变化生态学的一个重要科学问题。人工林与其它植被之间的竞争问题是森林经营的一个基础性问题[9]。而在全球变暖背景下,人工林与其它植被之间竞争关系的变化,特别是对地下资源的竞争格局的变化,将显著影响人工林的生产力。细根是植物吸收水分和养分的器官,细根生物量大小变化反映了其占有的土壤空间和对地下资源竞争强度的变化,是生态系统碳氮循环的重要组成部分,因而在表征地下资源获取和竞争能力的指标中,细根生物量无疑是一个最重要的指标之一[10-11]。除了细根的总量(如细根生物量)指标外,单位质量细根的性质指标亦可作为植物地下资源竞争能力的重要指标。根系组织的养分浓度(如氮浓度)高低可反映养分的可获得性,并可在一定程度上反映对地下资源竞争的结果。比根长(SRL)和比根表面积(SRA)作为根系收益与成本比值的简单指数,与根系对地下资源的竞争能力密切相关。而比根呼吸(SRR)则反映了植物根系地下资源吸收的维持成本和消耗,且比根呼吸(维持成本)

与比根长(资源竞争能力)之间紧密相关[12-13]。如 Sun[14]等发现不同树种的 SRL 同根呼吸速率呈显著的幂函数关系。而比根呼吸与比根长之间关系的变化则反映了植物在对地下资源竞争能力和维持成本之间的权衡。已有的模拟增温研究大多仅针对单个植物种开展,或是没有区分不同植物种的细根[15-17],因而全球变暖对多个植物种间关系,特别是地下竞争关系的影响目前还未有相关报道。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是中国亚热带地区重要的速生造林树种,占中国南方集体林区人工林面积的 30%,在中国人工林生产中发挥着重要作用[18-19]。基于此,本研究通过埋设加热电缆的方法开展亚热带模拟土壤增温试验,研究土壤增温下杉木及伴生的其他植物细根生物量(采用土芯法)和细根生理生态性质(采用内生长环法)的变化,进而反映杉木和其伴生的其他植物地下资源竞争格局变化对全球变暖的短期响应,从而为全球变暖下亚热带地区杉木人工林经营等提供科学依据。

1 试验地概况和增温实验

增温实验在福建省三明市金丝湾森林公园陈大国有林场(26°19′N,117°36′E)内一开阔平坦地段开展。该区属中亚热带季风气候,多年均温为 19.1℃,年均降水量为 1749mm,土壤以花岗岩发育的红壤和黄壤为主。试验采用完全随机设计,设置对照未除草(NW)与增温未除草(WNW)2 种处理,每种处理 3 个重复,共 6 个小区。实验小区设置于 2013 年 10 月,面积 2m×2m,四周用 4 块 PVC 板(200 cm × 70 cm 深)焊接而成,与周围土壤隔开。小区土壤为人工填土。土壤取自附近的杉木林土壤,分层(0—10、10—20、20—70cm)取回,剔除粗根、石块和其他杂物后,土壤分层混合均匀后依层重填回试验小区内,并采用压实法调整土壤容重至与自然土壤容重接近(表 1)。同月在小区地表 10cm 深处布设加热电缆,间距 20cm,并在最外围环绕一圈,保证样地增温均匀(对照处理亦布设相同电缆,但不增温),每个小区均匀种植 4 棵 1 年生 2 代半短侧枝杉木苗,杉木位置均处于两条电缆线之间。土壤中自然萌发的其他植物予以保留(主要为山油麻 *Helicteres angustifolia*、东南野桐 *Mallotus lianus* 等),以观察杉木与其它植物之间生长和竞争的变化。2014 年 3 月开始增温,通过 PID 增温控制系统,使土壤增温幅度控制为背景土壤温度上增加(5±0.5)℃[1]。由于细根现存量中细根的根龄差异较大,不同根龄的细根的生理生态特性差异十分明显。为了增加可比性,本研究通过布设内生长环,从而测定根龄相近的细根的生理生态特性。2015 年 1 月,在每个小区中央布置一个内生长环(直径 20cm,深度 20cm,网眼 5mm),以使 4 棵杉木和自然萌发的其他植物的根系能够长入其中。布设内生长环时,先把内生长环砸入土壤,再将环内的土壤挖出,挑出所有根后,将土回填。

未除草(NW)和增温未除草(WNW)实验小区的土壤温度、含水率变化曲线见图 1;增温 17 个月后 0—20cm 土壤氮有效性情况见表 2;植物盖度分别为 90%与 95%,杉木和其他植物的生长情况和生物量见表 3 和表 4。

表 1 不同深度土壤重填前后容重

Table 1 Soil bulk density prior to and after backfilling

项目 Item	土层深度 Soil depth/cm					
	0—10	10—20	20—30	30—40	40—50	50—60
原位土壤 *In situ* soil/(g/cm^3)	1.04	1.21	1.23	1.28	1.29	1.40
回填后土壤 Backfilling soil/(g/cm^3)	1.05	1.13	1.29	1.40	1.41	1.31

表 2 对照未除草和增温未除草样地土壤硝态氮和铵态氮含量

Table 2 The content of soil ammonium nitrogen and nitrate nitrogen in the control (NW) and soil warming (WNW) plots

土壤氮含量 The content of soil nitrate	小区 Plot	
	增温未除草(WNW)	对照未除草(NW)
2015 年 7 月 铵态氮 Ammonium nitrogen/(mg/kg)	8.31±2.34	8.92±1.48
2015 年 7 月 硝态氮 Nitric nitrogen/(mg/kg)	2.49±1.48	2.82±0.56

NW:对照未除草 control;WNW: 增温未除草 soil warming

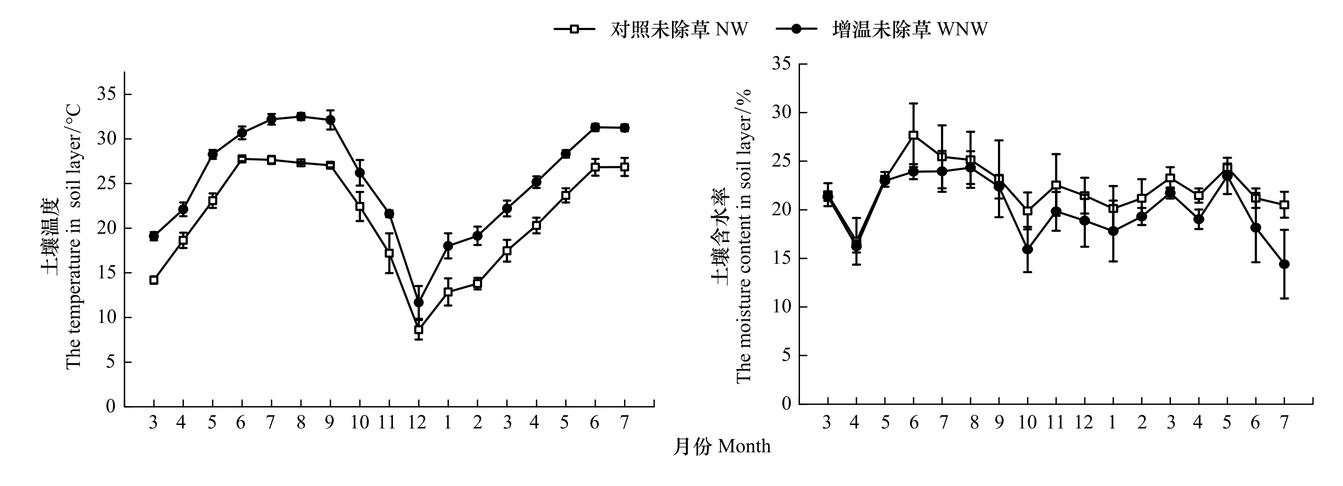


图 1　2014 年 3 月份至 2015 年 7 月份土壤温度和含水率

Fig.1　Soil temperature and moisture content in the control (NW) and warming (WNW) from March 2014 to July 2015

表 3　杉木幼苗及伴生的其他植物株数(株/m^2)、平均地径(mm)和平均树高(cm)

Table 3　The tree number(strain/m^2), mean ground diameter(mm) and mean height of tree(cm) of the Chinese fir seedling and the associated plants

植物名称 Plant name	植物类型 Plant type	株数/(株/m^2) tree number		平均地径/mm mean ground diameter		平均树高/cm mean height of tree	
		NW	WNW	NW	WNW	NW	WNW
杉木 *Cunninghamia lanceolata*	乔木	1	1	18.7±2.10	13.86±2.30	158.00±12.72	134.08±9.78
山油麻 *Helicteres angustifolia*	小乔木	78±7.00	88±8.74	5.78±0.61	6.06±0.62	67.73±13.75	76.80±7.02
东南野桐 *Mallotus lianus*	小乔木	7±0.43	4±2.65	6.55±1.62	7.24±1.06	77.11±17.94	92.64±14.15
盐肤木 *Rhus chinensis*	小乔木	6±1.28	3±2.54	4.64±0.52	3.6±1.52	47.81±7.58	44.02±15.53
高秆珍珠茅 *Scleria elata*	草本	32±16.96	13±5.63	1.88±0.41	1.63±0.42	30.33±5.10	28.17±6.87

表 4　杉木幼苗和伴生的其他植物地上生物量、地下生物量及总生物量

Table 4　The aboveground biomass, underground biomass and total biomass of the Chinese fir seedling and the associated plants

植物种类 Plant type	地上生物量/(g/m^2) Aboveground biomass		地下生物量/(g/m^2) Underground biomass		总生物量/(g/m^2) Total biomass	
	NW	WNW	NW	WNW	NW	WNW
杉木 *Chinese fir seedling*	48.88±16.83	27.39±7.31	4.63±1.54	2.4±1.02	53.51±17.97	29.79±8.00
其他植物 The associated plants	957.72±137.38	1532.34±529.28	345.05±89.13	545.41±6.61	1302.77±207.99	2077.75±535.28

2　研究方法

2.1　细根生物量测定

2015 年 7 月,根据小区四周 PVC 板上的标记避开电增温缆位置,采用土芯法对小区内的细根进行取样,每个小区取 10 个土钻,土钻直径 3.5cm,取样深度为 60 cm,取样时尽量保证在样地中心和边缘都有取样点以做到随机取样。把细根挑出后用清水洗净表面上的土壤和杂质,根据颜色、弹性等挑出活根,并通过根系颜色和形态进一步挑出杉木根(杉木新细根较为丰满,带有白色表皮;较老的根表皮变为白中透红或暗红,有明显的斑点;木质化的细根通常表皮脱落、内皮为暗红色),剩余根为其它植物根。之后按照 0—1mm 和 1—2mm 两个径级分级[20],该划分标准是通过前期观察发现杉木和其它植物的大部分吸收根在 1mm 之下,所以统一按 0—1mm 和 1—2mm 划分,前者大概表示吸收根,后者表示结构根。最后将样品烘干称重,并结合取样面积计算细根生物量(g /m^2)。

2.2 细根生理生态特性测定

2015 年 7 月,将每个内生长环内 0—20cm 深度的土壤挖出,带回实验室挑出所有的根,用水清洗干净,挑出活根,分出杉木细根和其他植物细根,并按 0—1mm 和 1—2mm 分为两个径级。内生长环法在此过程中清除了原有根系,使实验中所获得的根样品都是增温处理后新长出来的,根龄较为接近(1—6 个月),因而以能够更好反应增温对细根生理生态特性的影响。

从两个径级根的样品中,随机挑出一部分进行根呼吸测定,剩余样品直接在微波炉中杀青 2min,之后在 65℃烘箱中烘 48h 至恒重,随后用球磨仪将样品粉碎,以备根化学分析用。

根呼吸用 Oxytherm 液相氧电极进行测定。测定根呼吸前,将待测的两个径级的根放入生理缓冲液(10mmol/L MES,1mmol/L $CaSO_4$,18℃)中浸泡 10min,使其与待测环境相平衡后,放入氧电极反应槽并加入 2mL 缓冲液(18℃)进行呼吸测定,每个小区各径级均测定 3—4 个重复,遵循对一个小区内生长环取样后就测定一次根呼吸的原则,以减少误差。使用数字化扫描仪 Epson scanner 对测完后的根样品进行扫描,并用根系扫描分析系统(winRHIZO Pro 2009b)获得根长、根表面积等形态指标数据,再将其放置在烘箱(65℃)中烘干以称取干重。根系呼吸速率以根系干重为基础计算(nmol O_2 g^{-1} s^{-1})。SRL(m/g)通过根的长度和干重来计算,公式为 SRL(m/g)= 根长度(m)/根系干重(g),SRA(cm^2/g)通过根的表面积和干重计算,公式为 SRA(cm^2/g)= 根表面积(cm^2)/根系干重(g)。内生长环中获取的根杀青烘干后,称取重量并用球磨仪磨碎,通过元素分析仪(vario EL III Element Analyzer,德国)测定根组织的氮浓度。

2.3 数据分析

使用统计软件 SPSS 19.0,对根组织氮浓度、SRL、SRA 和比根呼吸速率进行多因素方差分析(增温处理、树种、径级),再利用单因素方差分析比较检验同一径级和处理、不同树种间,以及同一径级和树种、不同处理间细根生物量、SRL、SRA、根组织氮浓度、SRR_{18}的差异。因为比根呼吸与 SRL 之间呈幂函数关系,故对两者取自然对数后,进行线性回归分析;增温处理以及不同树种对 SRR_{18} SRL 之间关系的影响,则采用协方差分析对它们进行检验。

3 结果与分析

3.1 增温对细根生物量的影响

增温处理对细根生物量无显著影响,但树种、径级以及增温处理、树种和径级的交互作用对细根生物量有极显著影响(表 5)。在 NW 处理 0—1mm 径级中,杉木和其他植物的细根生物量分别为(54.31±30.42) g/m^2、(290.69±73.56) g/m^2,它们之间存在极显著差异(P<0.01),而在 1—2mm 径级中,二者的细根生物量分别为(27.92±2.08) g/m^2、(86.60±37.51) g/m^2,存在显著差异(P<0.05);在 WNW 处理中,杉木和其他植物 0—1mm 径级细根生物量分别为(27.12±14.79) g/m^2 和(423.58±124.18) g/m^2、1—2mm 径级细根生物量分别为(24.44±8.27) g/m^2 和(63.72±16.33) g/m^2,杉木和其他植物间均存在极显著差异(P<0.01)。

在 0—1mm 径级中,杉木细根生物量在增温的影响下显著降低(P<0.05),而其他植物的细根生物量则表现为极显著上升(P<0.01)。在 1—2mm 径级中,增温处理对杉木和其他植物细根生物量的影响皆不显著(P>0.05)(图 2)。

3.2 增温对根组织氮浓度的影响

增温处理、树种及处理对组织氮浓度无显著影响,但径级对组织氮浓度有极显著影响,增温处理、树种和径级的交互作用对其有显著影响(表 5)。在 NW 处理中,杉木和其他植物 0—1mm 细根组织浓度分别为(10.87±1.35)mg/g 和(11.78±1.19) mg/g,1—2mm 径级则分别为(8.02±0.66) mg/g 和(8.29±1.55) mg/g,都无显著差异(P>0.05);在 WNW 处理中,杉木和其他植物 0—1mm 径级细根氮浓度分别为(11±0.02) mg/g 和(13.66±1.57) mg/g,存在显著差异,而 1—2mm 径级细根组织氮浓度分别为(8.86±0.02) mg/g 和(8.19±0.42) mg/g,无显著差异(P>0.05)。

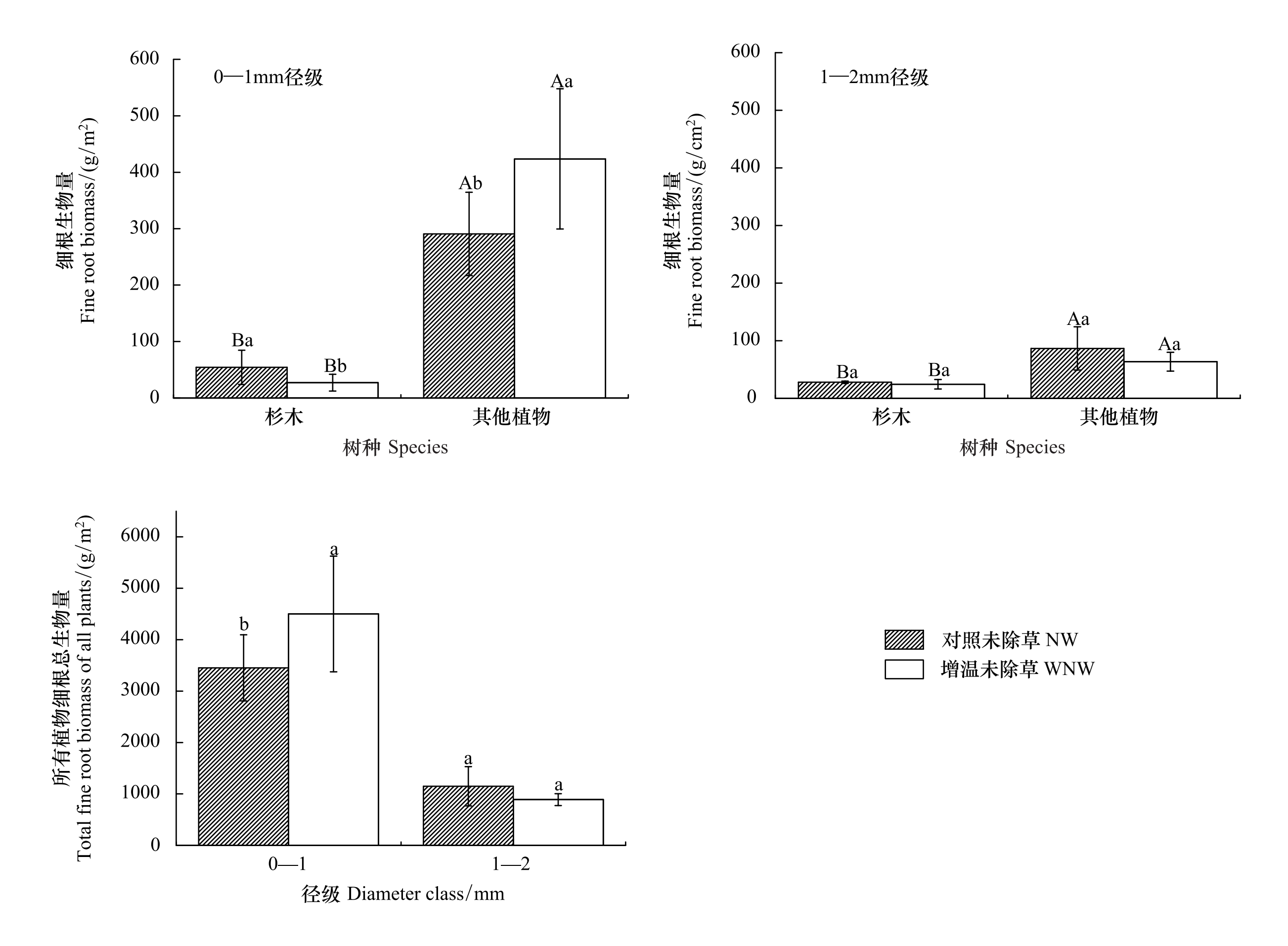


图 2　0—1mm 径级与 1—2mm 根径级不同处理、不同树种的细根生物量及所有植物总细根生物量

Fig.2　Fine root biomass by treatments and species for 0—1mm and 1—2mm diameter classes

柱状图上不同大写字母表示同径级、同种处理不同树种有显著差异(P<0.05),不同小写字母表示同径级、同树种不同处理间有显著性差异(P<0.05);图中数据为平均值±标准差

表 5　增温处理对杉木幼苗及伴生的其他植物细根生物量、比根呼吸速率、比根长、比表面积和根组织氮含量影响的方差分析

Table 5　Analysis of variance for the effects of soil warming on root biomass, root specific root respiration rate, specific root length, specific root area and tissue N concentration for the Chinese fir seedlings and the associated plants

变异来源 Source of variation	*df*	细根生物量 Root biomass *P*	比根呼吸速率 Specific root respiration rate *P*	比根长 Specific root length *P*	比表面积 Specific root area *P*	根组织氮浓度 Root tissue N concentration *P*
处理 Treatment	1	0.142	0.262	0.151	0.308	0.102
树种 Species	1	<0.001	<0.001	0.907	0.042	0.062
径级 Diameter	1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
处理×树种 Treatment×Species	1	0.01	0.047	0.242	0.001	0.671
处理×径级 Treatment×Diameter	1	0.015	<0.001	0.350	0.187	0.442
处理×树种×径级 Treatment×Species×Diameter	2	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.044

在 0—1mm 径级中,增温处理对杉木细根氮浓度影响不显著(P>0.05),而其他植物细根氮浓度在增温的影响下则显著上升(P<0.05)。在 1—2mm 径级中,增温处理对杉木和其他植物细根组织氮浓度的影响皆不显著(P>0.05)。(图 3)

3.3　增温对比根呼吸速率(SRR_{18})的影响

增温处理对比根呼吸无显著影响,但树种、径级以及增温处理、树种和径级的交互作用对比根呼吸速率均

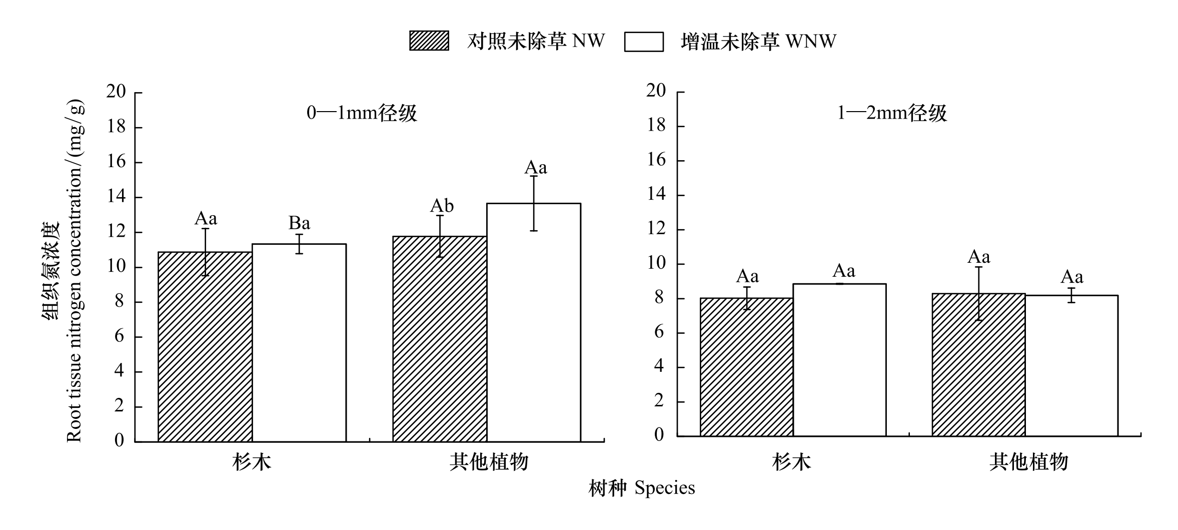


图 3 0—1mm 径级与 1—2mm 根径级不同处理、不同树种的根组织氮浓度

Fig.3 Root tissue nitrogen concentration by treatments and species for 0—1mm and 1—2mm diameter classes

柱状图上不同大写字母表示同径级、同种处理不同树种有显著差异(P<0.05),不同小写字母表示同径级、同树种不同处理间有显著性差异(P<0.05);图中数据为平均值±标准差

有显著影响(表 5)。在 NW 处理中,杉木与其他植物 0—1mm 径级细根的 SRR_{18}分别为(11.95±2.9) nmolO_2 g^{-1} s^{-1}和(10.16±2.05) nmol O_2 g^{-1} s^{-1},无显著差异(P>0.05);而 1—2mm 径级细根 SRR_{18}分别为(6.97±2.28) nmol O_2 g^{-1} s^{-1}和(3.90±0.58) nmol O_2 g^{-1} s^{-1},存在极显著差异(P<0.01)。在 WNW 处理中,杉木与其他植物 0—1mm 径级细根的 SRR_{18}分别为(9.19±1.94) nmol O_2 g^{-1} s^{-1}和(5.42±1.94) nmol O_2 g^{-1} s^{-1},1—2mm 径级则分别为(10.83±1.04) nmol O_2 g^{-1} s^{-1}和(4.76±1.05) nmol O_2 g^{-1} s^{-1},皆存在极显著差异(P<0.01)。

在 1—2mm 径级中,增温处理对杉木和其他植物 SRR_{18}的影响皆不显著(P>0.05);在 0—1mm 径级中,增温处理对杉木 SRR_{18}的影响亦不显著(P>0.05),但其他植物的 SRR_{18}则呈极显著下降(P<0.01)(图 4),这表明其它植物吸收根(0—1mm 径)呼吸在增温下产生了驯化现象,而杉木细根呼吸则不产生驯化现象。

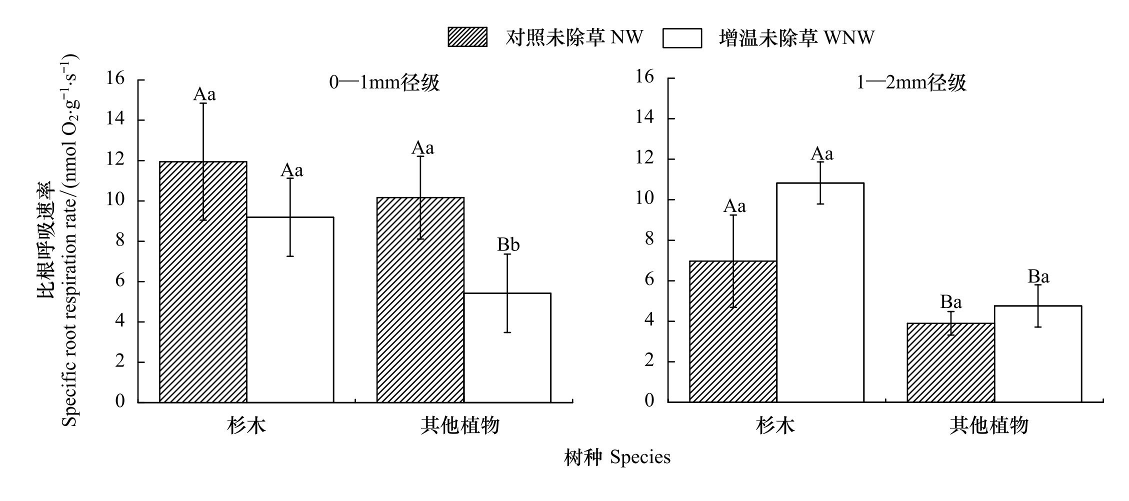


图 4 0—1mm 径级与 1—2mm 径级不同处理、不同树种的比根呼吸速率

Fig.4 Specific root respiration rate by treatments and species for 0—1mm and 1—2mm diameter classes

柱状图上不同大写字母表示同径级、同种处理不同树种有显著差异(P<0.05),不同小写字母表示同径级、同树种不同处理间有显著性差异(P<0.05),图中数据为平均值±标准差

3.4 增温对细根形态特征的影响

增温处理和树种对 SRL 无显著影响,但径级以及增温处理、树种和径级的交互作用对 SRL 均有显著影响

(表 5)。在 NW 处理中,杉木和其他植物 0—1mm 径级根的 SRL 分别为(18.26±3.86)m/g 和(28.66±8.96)m/g, 1—2mm 径级根则分别为(11.09±1.76) m/g 和(4.99±0.62) m/g,都存在极显著差异($P<0.01$);而在 WNW 处理中,杉木和其他植物 0—1mm 径级根的 SRL 分别为(19.61±4.86)m/g 和(19.37±6.39)m/g,1—2mm 径级根则分别为(8.83±0.23)m/g 和(5.55±2.27) m/g,都无显著差异($P>0.05$)。

在 0—1mm 径级中,增温处理对杉木 SRL 影响不显著($P>0.05$),而其他植物的 SRL 在增温的影响下显著下降($P<0.05$)。在 1—2mm 径级中,增温处理对杉木和其他植物 SRL 的影响皆不显著($P>0.05$)。(图 5)。

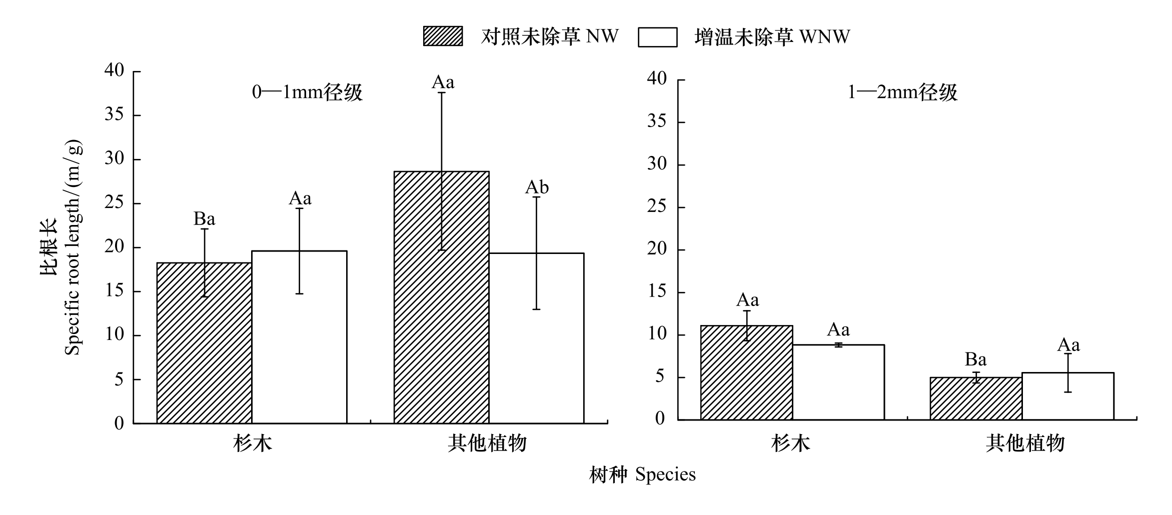


图 5　0—1mm 径级与 1—2mm 径级不同处理、不同树种的比根长

Fig.5　Specific root length by treatments and species for 0—1mm and 1—2mm diameter classes

柱状图上不同大写字母表示同径级、同种处理不同树种有显著差异($P<0.05$),不同小写字母表示同径级、同树种不同处理间有显著性差异($P<0.05$),图中数据为平均值±标准差

增温处理对 SRA 无显著影响,但树种对 SRA 有显著影响,径级以及增温处理、树种和径级的交互作用对 SRA 有极显著影响(表 5)。在 NW 处理 0—1mm 径级中,杉木和其他植物的 SRA 分别为(321.26±51.93)cm^2/g、(477.57±107.69) cm^2/g,二者之间存在极显著差异($P<0.01$);在 1—2mm 径级中,杉木和其他植物的 SRA 分别为(261.06±85.69) cm^2/g、(176.77±34.62) cm^2/g,存在显著差异($P<0.05$);而在 WNW 处理中,杉木和其他植物 0—1mm 径级的 SRA 分别为(424.91±118.97) cm^2/g、(356.55±139.93) cm^2/g,无显著差异($P>0.05$),而 1—2mm 的 SRA 分别为(404.53±13.30) cm^2/g、(166.58±53.04) cm^2/g,存在极显著差异($P<0.01$)。

在 0—1mm 径级中,增温处理对杉木和其他植物 SRA 的影响皆显著($P<0.05$),前者显著升高,后者显著降低。在 1—2mm 径级中,增温处理对杉木和其他植物 SRA 的影响皆不显著($P>0.05$)。(图 6)

3.5　增温对比根呼吸速率与比根长关系的影响

NW 处理中 SRR_{18}与 SRL 成极显著幂函数关系,而在 WNW 处理中,二者之间也呈幂函数关系,但未达到显著水平(图 7)。由此可见 SRR_{18}与 SRL 间显著的相关关系在增温之后发生了改变。在协方差分析的结果(表 6)中亦体现了这一比较结果:增温处理不仅显著影响 SRL 与 SRR_{18}间关系的截距(表 6 中处理 $P<0.01$),而且也显著影响其斜率(表 6 中处理×协变量 $P<0.01$),但树种及处理×树种对该关系没有显著影响(表 6)。这表明增温改变了根系维持成本(SRR_{18})与养分竞争能力(SRL)之间的平衡关系,而这种变化在杉木和其它植物间并没有差异。

4　讨论

4.1　增温处理对杉木和伴生的其他植物细根生物量的影响

细根生物量很大程度上反映了苗木对地下部分的投入,可以代表其对地下空间的占有和对地下资源的竞争能力。本研究中,增温处理导致所有植物 0—1mm 细根总生物量显著增加(图 2),这与以往增温研究中普

遍发现增温导致细根生物量降低的结果有很大差异[21-23]，如 Bronson[23] 在对黑云杉(*Picea mariana*)的研究中得出，土壤增温使其活细根生物量减少了 24%—46%，而 Zhou[10] 等在对一个温带森林研究中发现相较于对照处理，增温使活细根生物量降低了 61.9%。但本研究与 Allen[24] 等研究发现的桔树(*Citurs aurantium*)幼苗细根生物量随着温度增加而增加的结果相似。本研究中的植物(包括杉木和其它植物)和 Allen[24] 等研究中的桔树(*Citurs aurantium*)幼苗均仍处在生物量积累过程之中，而增温可能因加速了土壤氮矿化，从而加速了植物的生长，由于植物异速生长的限制作用[19]，从而使植物生物量(包括地上和地下部分)增加。但在生长比较稳定的生态系统中，增温引起的土壤氮矿化的增加，可能导致植物地下碳分配降低，从而导致细根生物量减少。

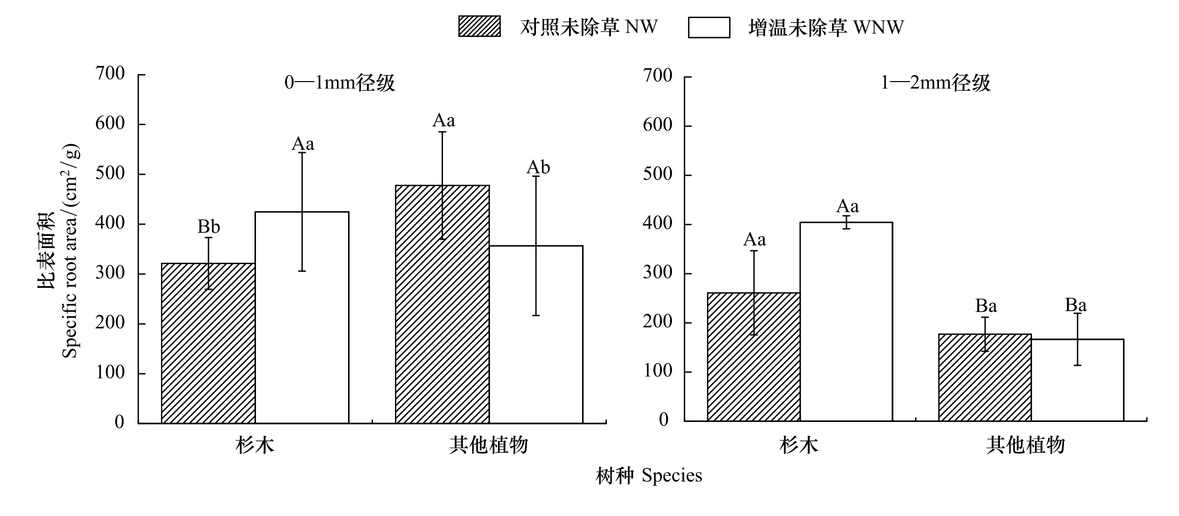


图 6 0—1mm 径级与 1—2mm 径级不同处理、不同树种的比表面积

Fig.6 Specific root area by treatments and species for 0—1mm and 1—2mm diameter classes

柱状图上不同大写字母表示同径级、同种处理不同树种有显著差异(P<0.05)，不同小写字母表示同径级、同树种不同处理间有显著性差异(P<0.05)

表 6 增温处理对杉木幼苗及伴生的其他植物比根呼吸速率(SRR_{18})和比根长(SRL)影响的协方差分析

Table 6 Analysis of covraiance for the effects of soil warming on the relationship between root specific root respiration rate and specific root length for the Chinese fir seedling and the associated plants

变异来源 Source of variation	*df*	ln(比根呼吸速率) vs. ln(比根长) ln (SRR_{18}) vs. ln (SRL) *P*
协变量 Covariate	1	<0.01
处理 Treatment	1	0.008
树种 Species	1	0.340
处理×协变量 Treatment×Covariate	1	<0.01
树种×协变量 Species×Covariate	1	0.949
处理×树种 Treatment×Species	1	0.073
处理×树种×协变量 Treatment×Species×Covariate	1	0.135

然而，已往的增温试验研究中，大多是针对单一植物种开展，或是没有区分不同植物种的细根，从而无法揭示种间地下竞争对增温的响应。本研究发现，虽然增温导致植物总细根生物量增加，但杉木和其它植物细根生物量的变化趋势有明显差异。在土壤温度升高下，杉木幼苗的 0—1mm 细根生物量显著减少，而其他植物 0—1mm 细根生物量则显著增加(图 2)。这表明，土壤增温对杉木和其它植物的影响是不对称的，增温更有利于其它植物提高对地下资源的竞争能力(细根生物量所反映的对地下空间的占有能力)，这亦可以从增温后其它植物的地上生物量显著增加，而杉木地上生物量增加不显著反映出来(未刊数据)。这进一步暗示全球变暖后，杉木新造林地或幼龄地其它植物对杉木的竞争可能加剧，因而采取有效的杂草控制措施对杉木

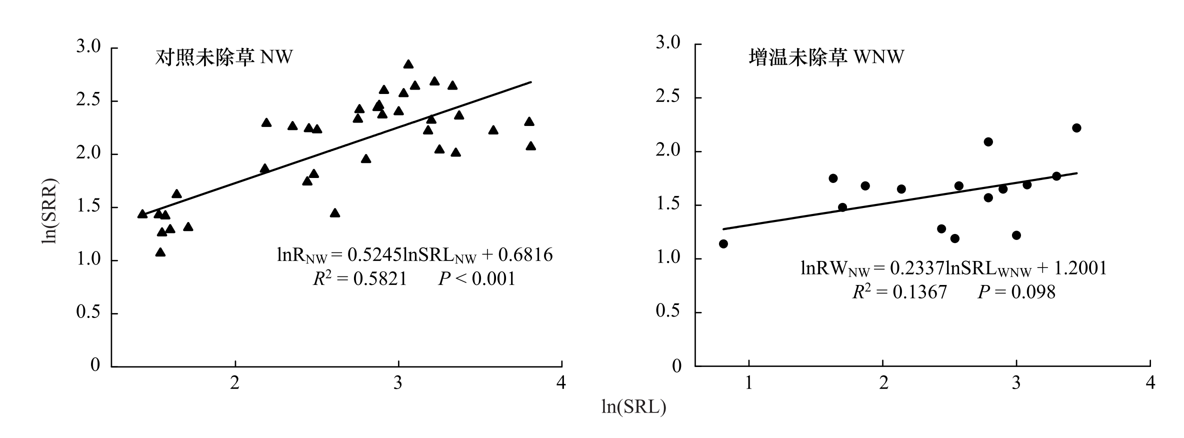


图 7　NW 和 WNW 2 种处理比根长和比根呼吸速率的关系

Fig.7　Relationship between specific root length and specific root respiration rate for the control (NW) and warming (WNW) treatments

人工林经营将显得更为重要。

4.2　增温处理对杉木和伴生的其他植物细根氮浓度的影响

0—1mm 径级细根是植物根系中最活跃的部分,是植物吸收水分和养分的重要部分[25],因此本文主要针对该径级的细根进行结果讨论。土壤温度是影响植物生长的关键因素之一。本研究中,增温处理使其他植物根系的组织氮浓度显著增加(P<0.05),该结果与许多研究结果相似[26-27],而增温处理对杉木细根氮组织浓度的影响却未达到显著水平(图 3)。这种结果可能与土壤增温对土壤养分的影响,以及不同植物细根对养分的竞争能力差异有关。温度对土壤有机质分解和养分矿化有着较大的影响,如 Rustad[28] 和 Gordon[29] 等通过研究发现,土壤温度升高会促使氮的总矿化速率加快,促使土壤中可利用 N 等养分的含量增加,而植物根系对养分的吸收能力通常与土壤温度呈正相关关系[30]。因此,在本研究中,土壤温度增加提高了土壤氮矿化速率,从而促进了其他植物对土壤养分的吸收,使得其他植物细根的组织氮浓度在增温环境下显著增加。但是,杉木细根的组织氮浓度在相同增温环境下却没有发生显著的变化,这可能是因为试验中杉木幼苗与其他植物之间对养分的竞争能力存在差异造成的。增温小区的其他植物中,主要为山油麻(*Helicteres angustifolia*)、东南野桐(*Mallotus lianus*)等阳性先锋树种,即在阳性环境中适应性强,早期生长快,繁殖和更新较容易的物种[31]。这种特性就导致它们对土壤中养分的“争夺”能力强于杉木,故在增温后,杉木由于在竞争养分中处于劣势,因而其根系组织氮浓度变化不显著,而其他植物能够迅速抢夺因增温而增加的土壤养分,导致其根系组织氮浓度显著增加。此外,研究中增温处理的土壤铵态氮和硝态氮含量并没有显著高于对照处理,这可能与增温处理中加快矿化出来的无机氮被其它植物根系迅速吸收消耗有关。本研究关于保留其它植物的增温试验所得结果与作者在去除其它植物的增温试验研究所得结果有明显差异。在去除其它植物的杉木小区中,增温处理使土壤氮有效性显著提高,杉木幼苗细根的氮浓度亦显著提高[32],表明在缺乏竞争者的情况下,增温引起的土壤氮有效性的增加使氮素可在杉木幼苗根系中富集。

4.3　增温处理对杉木和伴生的其他植物细根 SRL、SRA 和 SRR_{18}的影响

比根长(SRL)是单位生物量细根的总长度,是重要的细根形态指标,可作为细根养分吸收效率的简单参数。比表面积(SRA)是单位生物量细根的总表面积,反映投入至细根的生物量中用于吸收养分的效率。二者皆能作为细根吸收养分能力与效率的指标。本研究中,在增温处理的影响下,杉木的 SRL 变化不显著(P>0.05),而其 SRA 显著增加(P<0.05),其他植物的 SRL 和 SRA 都显著减小(P<0.05)(图 5,图 6)。该结果与 Björk[33] 等人通过 OTC 法研究瑞典北部两个干苔原植物的结果相似,他们发现增温使得干石楠灌丛细根的 SRA 增加。但他们也指出,这种结果并不是根系形态学的一般响应规律,因为他们研究中干草甸细根的 SRL 和 SRA 并没有存在任何变化。本研究中,增温促进其他植物对养分同化吸收,促使大量可溶性氮在根组织中积聚,在养分充足的情况下,其根系就会减少在根长和表面积等方面的投入;而杉木根在增温条件下可能面临

来自其他植物的强烈竞争,为了自身的生长,就需要增加表面积以获取足够的养分。

一些研究发现增温后细根呼吸下降,如 Jarvi[15] 等对糖枫(*Acer saccharum*)占优势的北方阔叶林进行增温实验,发现细根呼吸对于土壤增温发生了部分驯化,且细根呼吸速率在增温处理的影响下呈现下降的趋势。然而,不同植物之间的驯化能力有很大的区别[34-35],有些植物对于增温具有完全驯化的能力,而有的则没有这种能力[36-37]。本研究中,其他植物的比根呼吸速率(在 18℃参考温度下)在增温处理后呈现显著下降的趋势,而杉木的比根呼吸速率在相同情况下没有发生显著变化。这表明其他植物细根呼吸产生了驯化现象而杉木细根呼吸没有产生驯化现象。驯化现象能够使其他植物在增温下降低维持成本,从而增强其竞争力。细根呼吸与细根形态特征紧密相关。在 NW 处理中,比根呼吸速率与 SRL 间呈极显著的幂函数关系($R^2=0.5821$, $P<0.001$)(图 7)。该结果与 Makita[25] 和 Sun[14] 等的研究结果类似,他们通过对枹栎(*Quercus serrate*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、红松(*Pinus koraiensis*)根呼吸与细根形态之间的关系研究发现,细呼吸速率与 SRL 间有着很显著的幂函数关系,且 SRL 可以解释枹栎细根呼吸速率 60%以及紫椴细根呼吸 84%的变异性。这些结果很好的支持了 Hishi[38] 等关于根系形态反映其生理功能的观点。同时,本研究发现,增温处理对比根呼吸速率与 SRL 二者取对数后的回归直线的斜率和截距均有极显著性的影响($P<0.01$),但树种及处理×树种的交互作用则无显著的影响($P>0.05$)(表 6)。这说明增温处理改变了细根对地下资源的竞争能力和维持成本之间的平衡关系,而杉木和其他植物在根呼吸速率与比根长间的关系以及增温对这种关系的影响程度是没有差异的。

5 结论

相较于杉木,伴生的其他植物在增温条件下在竞争地下资源中获得优势,能够显著增加总细根生物量,占据土壤空间,从而迅速吸收因增温而加速矿化的土壤养分;与此同时,通过降低细根比根长、比表面积,细根呼吸对增温产生驯化,从而减少根系单位质量的维持成本,提高其对全球变暖的适应性;而杉木在增温条件下面临其他植物的强烈竞争,处于不利地位,总细根生物量降低;同时,为了弥补总细根生物量的降低,需增大比根长和比根表面积,细根呼吸对增温没有产生驯化现象,因而增加了根系单位质量的维持成本,说明杉木对全球变暖的适应性低于其他植物。这进一步暗示全球变暖后,杉木新造林地或幼龄地其它植物对杉木的竞争可能加剧,因而采取有效的杂草控制措施对杉木人工林经营将显得更为重要。

参考文献(References):

[1] IPCC. Climate Change: the Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2013.

[2] Way D A, Oren R. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. Tree physiology, 2010, 30(6): 669-688.

[3] Zhou X H, Fu Y L, Zhou L Y, Li B, Luo Y Q. An imperative need for global change research in tropical forests. Tree Physiology, 2013, 33(9): 903-912.

[4] Majdi H, Öhrvik J. Interactive effects of soil warming and fertilization on root production, mortality, and longevity in a Norway spruce stand in Northern Sweden. Global Change Biology, 2004, 10(2): 182-188.

[5] Schindlbacher A, Zechmeister-Boltenstern S, Jandl R. Carbon losses due to soil warming: do autotrophic and heterotrophic soil respiration respond equally?. Global Change Biology, 2009, 15(4): 901-913.

[6] Li D J, Zhou X H, Wu L Y, Zhou J Z, Luo Y Q. Contrasting responses of heterotrophic and autotrophic respiration to experimental warming in a winter annual-dominated prairie. Global Change Biology, 2013, 19(11): 3553-3564.

[7] Day T A, Ruhland C T, Xiong F S. Warming increases aboveground plant biomass and C stocks in vascular-plant-dominated Antarctic tundra. Global Change Biology, 2008, 14(8): 1827-1843.

[8] Bronson D R, Gower S T. Ecosystem warming does not affect photosynthesis or aboveground autotrophic respiration for boreal black spruce. Tree Physiology, 2010, 30(4): 441-449.

[9] Anning A K, McCarthy B C. Competition, size and age affect tree growth response to fuel reduction treatments in mixed-oak forests of Ohio. Forest Ecology and Management, 2013, 307: 74-83.

[10] Zhou X H, Fei S F, Sherry R, Luo Y Q. Root biomass dynamics under experimental warming and doubled precipitation in a tallgrass prairie.

Ecosystems, 2012, 15(4): 542-554.
[11] Berhongaray G, Janssens I A, King J S, Ceulemans R. Fine root biomass and turnover of two fast-growing poplar genotypes in a short-rotation coppice culture. Plant and Soil, 2013, 373(1): 269-283.
[12] Pregitzer K S, DeForest J L, Burton A J, Allen M F, Ruess R W, Hendrick R L. Fine root architecture of nine North American trees. Ecological Monographs, 2002, 72(2): 293-309.
[13] Jia S X, Wang Z Q, Li X P, Zhang X P, Mclaughlin N B. Effect of nitrogen fertilizer, root branch order and temperature on respiration and tissue N concentration of fine roots in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica*. Tree Physiology, 2011, 31(7): 718-726.
[14] Sun T, Mao Z J. Functional relationships between morphology and respiration of fine roots in two Chinese temperate tree species. Plant and Soil, 2011, 346(1): 375-384.
[15] Jarvi M P, Burton A J. Acclimation and soil moisture constrain sugar maple root respiration in experimentally warmed soil. Tree Physiology, 2013, 33(9): 949-959.
[16] Leppälammi-Kujansuu J, Ostonen I, Strömgren M, Nilsson L O, Kleja D B, Sah S P, Helmisaari H S. Effects of long-term temperature and nutrient manipulation on norway spruce fine roots and mycelia production. Plant and Soil, 2013, 366(1): 287-303.
[17] Wu Y B, Zhang J, Deng Y C, Wu J, Wang S P, Tang Y H, Cui X Y. Effects of warming on root diameter, distribution, and longevity in an alpine meadow. Plant Ecology, 2014, 215(9): 1057-1066.
[18] 雷加富. 中国森林资源[M]. 北京: 中国林业出版社, 2005: 172-172.
[19] Chen G S, Yang Y S, Robinson D. Allocation of gross primary production in forest ecosystems: allometric constraints and environmental responses. New Phytologist, 2013, 200(4): 1176-1186.
[20] Huang J X, Chen G S, Yang Z J, Xiong D C, Guo J F, Xie J S, Robinson D, Yang Y S. Understory fine roots are more ephemeral than those of trees in subtropical Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) hook) stands. Annals of Forest Science, 2016, 73(3): 657-667.
[21] Wan S Q, Norby R J, Pregitzer K S, Ledford J, O'Neill E G. CO_2 enrichment and warming of the atmosphere enhance both productivity and mortality of maple tree fine roots. New Phytology, 2004, 162(2): 437-446.
[22] Lyons E M, Pote J, DaCosta M, Huang B R. Whole-plant carbon relations and root respiration associated with root tolerance to high soil temperature for *Agrostis* grasses. Environmental and Experimental Botany, 2007, 59(3): 307-313.
[23] Bronson D R, Gower S T, Tanner M, Linder S, Van Herk I. Response of soil surface CO_2 flux in a boreal forest to ecosystem warming. Global Change Biology, 2008, 14(4): 856-867.
[24] Allen L H, Vu J C V. Carbon dioxide and high temperature effects on growth of young orange trees in a humid, subtropical environment. Agricultural and Forest Meteorology, 2009, 149(5): 820-830.
[25] Makita N, Hirano Y, Dannoura M, Kominami Y, Mizoguchi T, Ishii H, Kanazawa Y. Fine root morphological traits determine variation in root respiration of *Quercus serrata*. Tree Physiology, 2009, 29(4): 579-585.
[26] Michelsen A, Jonasson S, Sleep D, Havström M, Callaghan T V. Shoot biomass, $\delta^{13}C$, nitrogen and chlorophyll responses of two arctic dwarf shrubs to in situ shading, nutrient application and warming simulating climatic change. Oecologia, 1996, 105(1): 1-12.
[27] Grogan P, Chapin III F S. Initial effects of experimental warming on above-and belowground components of net ecosystem CO_2 exchange in arctic tundra. Oecologia, 2000, 125(4): 512-520.
[28] Rustad L, Campbell J, Marion G, Norby R, Mitchell M, Hartley A, Cornelissen J, Gurevitch J. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. Oecologia, 2001, 126(4): 543-562.
[29] Gordon C, Wynn J M, Woodin S J. Impacts of increased nitrogen supply on high Arctic heath: the importance of bryophytes and phosphorus availability. New Phytologist, 2001, 149(3): 461-471.
[30] Arndal M F, Merrild M P, Michelsen A, Schmidt I K, Mikkelsen T N, Beier C. Net root growth and nutrient acquisition in response to predicted climate change in two contrasting heathland species. Plant and Soil, 2013, 369(1): 615-629.
[31] 杨朗生. 采用造林先锋树种加速生态环境建设. 四川林业科技, 2002, 23(1): 38-41.
[32] 冯建新, 熊德成, 史顺增, 许辰森, 钟波元, 邓飞, 陈云玉, 陈光水. 土壤增温对杉木幼苗细根生理生态性质的影响. 生态学报, 2017,37(1): 35-43.
[33] Björk R G, Majdi H, Klemedtsson L, Lewis-Jonsson L, Molau U. Long-term warming effects on root morphology, root mass distribution, and microbial activity in two dry tundra plant communities in northern Sweden. New Phytologist, 2007, 176(4): 862-873.
[34] Fitter A H, Graves J D, Self G K, Brown T K, Bogie D S, Taylor K. Root production, turnover and respiration under two grassland types along an altitudinal gradient: influence of temperature and solar radiation. Oecologia, 1998, 114(1): 20-30.
[35] Rachmilevitch S, Lambers H, Huang B. Short-term and long-term root respiratory acclimation to elevated temperatures associated with root thermotolerance for two Agrostis grass species. Journal of Experimental Botany, 2008, 59(14): 3803-3809.
[36] Gunn S, Farrar J F. Effects of a 4℃ increase in temperature on partitioning of leaf area and dry mass, root respiration and carbohydrates. Functional Ecology, 1999, 13(S1): 12-20.
[37] Rachmilevitch S, Lambers H, Huang B. Root respiratory characteristics associated with plant adaptation to high soil temperature for geothermal and turf-type *Agrostis* species. Journal of Experimental Botany, 2006, 57(3): 623-631.
[38] Hishi T. Heterogeneity of individual roots within the fine root architecture: causal links between physiological and ecosystem functions. Journal of Forest Research, 2007, 12(2): 126-133.